# 仿爱夜蛾成虫在莫高窟模拟壁画表面的运动行为及其损害机理

汪万福[1,3,4,5]，吉爱红[2]，武发思[,3,4]，闫俊峰[2]，赵林毅[1,3,4]，张国彬[1,3,4]，蔺创业[6]

（1. 敦煌研究院保护研究所，甘肃敦煌 736200；2. 南京航空航天大学仿生结构与材料防护研究所，南京 210016；3. 国家古代壁画与土遗址保护工程技术研究中心，甘肃敦煌 736200；4. 古代壁画保护国家文物局重点科研基地，甘肃敦煌 736200；5. 兰州大学生命科学学院，兰州 730000；6. 敦煌市林业技术推广中心，甘肃敦煌 736200）

**摘要**：【目的】探明莫高窟优势病害昆虫仿爱夜蛾 *Apopestes spectrum*（Esper）成虫在模拟壁画表面的运动行为，以揭示壁画损坏过程及其机理。【方法】本研究依据古代敦煌壁画制作工艺制作模拟壁画。利用扫描电镜观察了仿爱夜蛾成虫爬行足跗节的微观形态，定量分析了成虫翅面鳞粉量及其对壁画的污染程度，观测动物运动行为并系统记录了病害昆虫在 90°模拟壁画表面的运动行为特征，分析了仿爱夜蛾成虫运动参数与模拟壁画表面粗糙度间的关系。【结果】仿爱夜蛾成虫主要依靠胸足的侧爪、中垫、掣爪片和微刺的协调作用在壁画表面黏附和爬行，在 90°模拟壁画表面依然具有很强的爬行能力。仿爱夜蛾成虫通过调整步态实现在不同粗糙度表面的稳定爬行，壁画粗糙度决定了其是否需要扇动翅膀，以增大在垂直壁画表面稳定爬行的前进动力。【结论】仿爱夜蛾成虫爬行时的爪部接触冲击和拍翅行为均易造成壁画损坏，对于带有起甲、酥碱等病害的脆弱质壁画危害的风险更大。

**关键词**：仿爱夜蛾；运动行为；敦煌莫高窟；模拟壁画；损害机理

**中图分类号**：Q964　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2014)06-0703-07

# Locomotive behavior and damaging mechanism of adult *Apopestes spectrum* (Lepidoptera: Noctuidae) on mural surface in a simulated cave of Mogao Grottoes, Dunhuang

WANG Wan-Fu[1,3,4,5], JI Ai-Hong[2], WU Fa-Si[1,3,4], YAN Jun-Feng[2], ZHAO Lin-Yi[1,3,4], ZHANG Guo-Bin[1,3,4], LIN Chuang-Ye[6] (1. Conservation Institute of Dunhuang Academy, Dunhuang, Gansu 736200, China; 2. Institute of Bio-inspired Structure and Surface Engineering, Nanjing University of Aeronautics and Astronautics, Nanjing 210016, China; 3. National Research Center for Conservation of Ancient Wall Paintings and Earthen Sites, Dunhuang, Gansu 736200, China; 4. Key Scientific Research Base of Conservation for Ancient Mural, State Administration for Cultural Heritage, Dunhuang, Gansu 736200, China; 5. School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; 6. Dunhuang Forestry Technology Center, Dunhuang, Gansu 736200, China)

**Abstract**: 【Aim】This study aims to elucidate the creeping behavior on simulated murals of *Apopestes spectrum* (Esper), a dominant insect pest in Mogao Grottoes, Dunhuang, so to reveal the damage process and mechanism caused by insects to wall paintings. 【Methods】The simulated murals were made according to the technology of ancient Dunhuang murals. The scanning electronic microscope was used to observe the microscopic morphology of *A. spectrum* adult crawling tarsus, the quantitative analysis was used to determine the adult wing scales and degree of pollution to murals, and the observation platform was used to record the dynamics of *A. spectrum* adult crawling vertically on the simulated murals. Moreover, the relationship between creeping parameters and surface roughness of murals was analyzed. 【Results】The results showed that thoracic legs of the moth could adhere and move on mural surface by the coordination of claws, arolium, unguitractor and microtrichia, and had strong ability to creep on vertical surfaces. *A. spectrum* adults could creep stably on mural surface by adjusting their locomotive gait

基金项目：国家自然科学基金项目(31260136, 51375232, 31070344)；国家科技支撑计划课题(2013BAC07B02)；国家文物局文物保护科学与技术研究重点课题(20110208)

作者简介：汪万福，男，1966 年生，甘肃甘谷人，博士，研究馆员，主要从事干旱区环境与文物保护等方面的教学与研究，E-mail：wwanfu@hotmail.com

收稿日期 Received：2014-02-06；接受日期 Accepted：2014-05-29

pattern. Furthermore, the roughness of murals determined whether the wing flapping was necessary for *A. spectrum* adults, which increased the motivation forces to make them creep stably on vertical simulated mural surfaces. 【Conclusion】Both contact shock of claws and wings flutter of *A. spectrum* adults can cause damages to murals, which present more risks for wall paintings with diseases such as flaking, disruption and falling off.

**Key words**: *Apopestes spectrum*; locomotive gait; Dunhuang Mogao grottoes; simulated cave; damage mechanism

生物的长期进化中,自然选择法则和生存竞争机制促使它们演化形成了与其生存环境高度适应的形态结构和运动方式。伴随着动物形态学、运动动力学、神经学、计算机控制技术以及其他工程技术的快速发展,对于动物行为特征的理解已更加深入。然而,目前对于动物运动特征的模仿还很有限,动物在其运动的平稳性、灵活性、健壮性、环境适应性以及能源利用率等方面要远远优于现有的仿生机器人(Dickinson *et al*., 2000)。昆虫、壁虎和蜘蛛等依靠脚爪和脚垫附着在墙壁或天花板上,在粗糙表面主要通过脚爪机械锁合方式附着,在光滑表面主要通过脚垫附着,脚垫分为光滑脚垫和刚毛脚垫,光滑脚垫基于毛细力吸附机制,而刚毛脚垫的附着基于 van der Waals 力机制(Ji *et al*., 2011)。Frantsevich 等(2008)研究了斑衣蜡蝉 *Lycorma delicatula* 的光滑足垫的接触形貌,测量分析了足垫法向抓附力和切向摩擦力的关系。Han 等(2011)测试了蝗虫足爪在砂纸上的抓附和脱附力,并建立了抓附和脱附模型,分析了抓附和脱附的接触角、砂纸表面粗糙度与蝗虫脚爪附着力的关系。Ji 等(2014)研究了黄斑蝽 *Erthesina fullo* 在水平地面、垂直墙面和天花板表面的运动步态,并分析比较了四足爬壁动物、六足昆虫和八足蜘蛛的不同运动步态及各自的运动适应性。这些成果对研究昆虫等动物在不同类型材料表面的运动行为、黏附机理有着重要的启迪和借鉴作用。

在石窟寺壁画的动物病害研究中,我国文物保护工作者调查发现,优势病害昆虫仿爱夜蛾 *Apopestes spectrum* (Esper) 成虫可在洞窟垂直四壁、窟顶四披、甚至藻井壁画表面自由爬行聚集,这些病害昆虫可滞留在洞窟内越夏越冬长达 10 个月之久,其爬行运动和起落时的拍翅行为对石窟寺内脆弱质壁画造成了极大的损害和污染(汪万福等,2002; Wang *et al*., 2010)。仿爱夜蛾成虫对古代壁画的损害是多方面的。如汪万福等的研究结果表明,每头成虫年平均排泄物污染壁画面积约为 150 $mm^2$, 1999 年 8 月在莫高窟第 53, 55 和 85 窟调查结果显示,3 个洞窟共有仿爱夜蛾成虫 263 头,这样可以估算,大约经过 2 万年,一头仿爱夜蛾成虫排泄物的累计污染面积便可与这 3 个洞窟的壁画总面积相近(汪万福等,2005)。同时,其成虫排泄物可在壁画表面形成一层致密的胶状物,在其干燥失水的过程中,致使壁画局部张力增大,导致其下的颜料层与其他颜料层开裂,最后导致壁画颜料层、白粉层甚至地仗层脱落。进一步研究表明,仿爱夜蛾成虫对靛蓝、铁红、墨和铅丹模拟壁画试块具有明显的选择趋性,而靛蓝是仿爱夜蛾成虫最偏爱选择的壁画颜料(汪万福等,2013),这为壁画害虫的有效防治提供了新思路。结合这项研究工作,作者所在课题组对敦煌莫高窟洞窟壁画做过调查,发现不同时代、不同颜料、不同微环境条件下的壁画起甲程度差别较大,作者认为除与画匠的技术水平、壁画地仗的光滑平整程度、颜料粘接剂如动植物胶量的多少等有关外,还与动物、微生物等生物因素的叠加效应有很大的关系。

另外,仿爱夜蛾成虫附着壁画时的运动状态、在洞窟壁画表面的行为特征尚不清楚,这在一定程度上限制了对昆虫运动方式造成壁画破坏机理的阐释。但鉴于古代敦煌壁画的珍贵性、脆弱性和不可再生性,在真实洞窟壁画上开展昆虫的运动行为学特性等方面的研究受到严格限制,致使揭示病害昆虫对壁画的损害机理等非常困难。因此,如何兼顾珍贵文物保护与昆虫行为研究的矛盾,成为了文物保护科学面临的重大科学技术问题之一(汪万福等,2013)。为此,本研究采用南京航空航天大学仿生所研制的动物运动行为观测系统,通过制作古代敦煌壁画模拟试块,研究了仿爱夜蛾成虫在 90°模拟壁画试块表面爬行过程中的步态周期、占空比等步态和体态参数,分析了不同颜料试块表面粗糙度与病害昆虫稳定爬行间的关系,并结合病害昆虫爬行足的微观形貌观察,揭示其附着及运动方式破坏脆弱质壁画的机制。

# 1　材料与方法

## 1.1　模拟壁画的制作

选择古代敦煌壁画地仗制作的材料澄板土、沙子和麻刀,使用的矿物颜料石青、群青、石绿、靛蓝、朱砂、铅丹、铁红、氯铜矿、雄黄、雌黄、铁黄、石黄、墨、石膏、铅白和滑石,胶结材料骨胶,仿照古代敦煌壁画的制作工艺(汪万福等,2005),制作若干模拟壁画试块(图 1)。



图 1　模拟壁画试块

Fig. 1　Simulated mural briquettes

## 1.2　供试成虫

在敦煌莫高窟窟区采集仿爱夜蛾 2 –3 龄幼虫,置于与其生存环境相近的地窖进行饲养(饲养环境平均气温 10. 5 ±2. 5℃,平均相对湿度 30. 4% ±3. 8%),选择羽化后健康活泼的成虫供试验所用。供试成虫平均体长 35. 5 ±0. 5 mm,体重 0. 36 ±0. 03 g(汪万福等,2013)。

## 1.3　成虫胸足跗节的形态观察

取仿爱夜蛾成虫胸足跗节,固定于导电胶带上,在真空环境下( <5 pa)喷金 90 s(I =40 mA),制作观察样品。使用扫描电子显微镜(JSM-6610LV, JEOL. Ltd.)观察仿爱夜蛾成虫跗节结构及其表面附属物的微观形态特征。

## 1.4　成虫翅面鳞粉量的测定

随机取羽化后的仿爱夜蛾成虫 20 头,将其放入毒瓶快速毒死后,取出分别编号并称重(使用岛津 LIBROR L-1600 型分析天平,精度为 ±0. 0002 g),取 3 次称重的平均值。然后将成虫翅膀固定在载玻片上,用毛笔去除鳞粉后再称重,取 3 次称重的平均值,计算每头成虫鳞粉的重量。

## 1.5　模拟壁画表面粗糙度测定

使用 TR100 便携式粗糙度测量仪(TR100, 北京时代公司,中国)测定模拟壁画试块表面粗糙度 Ra。粗糙度 Ra 表示在取样长度内,沿测量方向的轮廓线上的点与基准线之间距离绝对值的算术平均值。测试表面粗糙度时,每一种颜料模拟壁画试块均取 10 个点进行测试,10 个点均匀分布于模拟壁画试块表面,粗糙度取 10 个数据的平均值。

## 1.6　成虫在模拟壁画表面运动行为的观测

取健康活泼的仿爱夜蛾成虫若干,放置在事先准备好的模拟壁画试块表面,观测成虫的运动行为。观测系统主要包括标有刻度的爬行通道、高速摄像机系统(Olympus iSpeed 3, Japan)和配套的计算机组成(图 2)。高速摄像机系统记录仿爱夜蛾成虫在模拟壁画表面的步态信息,拍摄频率为 2 000 帧/s,图像像素为 1 024 ×1 024,记录信息可同步储存到计算机中。

仿爱夜蛾成虫身体具有左右对称性,统计检验左右两侧对应步足的相关参数(步频、步距、负荷因数等),发现左右两侧对应步足的各参数没有显著性差异,后续分析将左右两侧对应步足的各个参数合并分析。

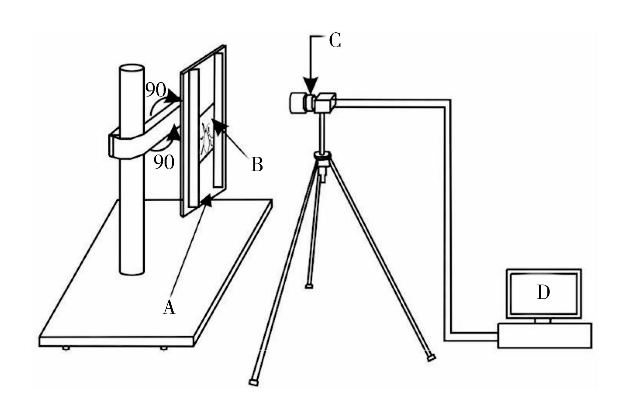



图 2　仿爱夜蛾成虫运动行为观测系统

Fig. 2　Observation platform used to record locomotion of the climbing adult of *Apopestes spectrum*

A：带刻度的爬行通道 Crawl path with scale；B：模拟壁画 Simulated mural；C：高速摄像机 High speed camera；D：计算机 Computer.

## 1.6　数据统计分析

采用 EXCEL2007 和 SPSS19.0 软件统计分析所有实验数据。运用 SigmaScan pro5(Systat Software Inc., California, USA)从系统拍摄的序列图片中读

取仿爱夜蛾成虫身体上特征标记点的位移信息，获得一个完整连续运动步态的运动学参数，计算得出其各胸足的步态参数，包括步距（一个完整周期下，身体前进的位移）、步频（单位时间内步态周期的次数）、负荷因数（步足支撑时间与一个周期时间的比值）等，结合图片拍摄速率计算出每个周期的平均速度。并对各参数与速度采用一元线性回归分析，以速度参数作为协变量，考察步态特征参数与速度的关系。利用数字平滑滤波工具对各胸足的位置信息数据进行滤波处理，在去除数据抖动的同时保留原曲线的峰值等特征，并对滤波后的数据进行方差分析。不同组别数据的差异性采用 *T* 检验的方法进行检验；对于两组或多组数据的线性回归采用方差分析（ANOVA）。

## 2 结果与分析

### 2.1 仿爱夜蛾成虫胸足跗节的微观结构

仿爱夜蛾成虫胸足跗节的微观结构如图 3（A）所示，主要由侧爪、中垫和掣爪片构成。其中侧爪长约 450 μm，呈外表弯曲的锥型结构，爪尖纵剖面楔角约为 45°，这种锥楔型结构有利于降阻。爪尖较为锋利，尖端近半球形，直径约为 5 μm。跗节表面鳞片呈剑形，长约 300 ~ 400 μm，宽 40 ~ 60 μm（图 3：B）；掣爪片表面密被微刺，微刺中间及接触面相对平整的中垫表面黏附较多的粉尘颗粒（图 3：C）；侧爪和楔形爪尖非常有利于抓附，其在壁画表面黏附和爬行主要依靠侧爪、中垫和掣爪片的协调作用，而并非湿黏附机制起关键作用。掣爪片表面密被的微刺可能也发挥着重要作用，类似于具有超强黏附能力动物爪部的刚毛，如果大量刚毛与物体表面接触面积足够大，产生的分子吸引力，即范德华力，就完全足以支撑这些动物的体重。

### 2.2 不同颜料模拟壁画的表面粗糙度

测定 16 种模拟壁画试块的表面粗糙度，得到表 1 结果。从表 1 可以看出，不同颜料壁画试块的表面粗糙度变化较大，从群青的 1.15 Ra/μm 到石绿的 6.66 Ra/μm，相差约 6 倍。模拟壁画表面粗糙度除与颜料颗粒大小有直接关系外，还与颜料层厚度、涂刷工艺、地仗状况等因素有关。在莫高窟洞窟壁画中，由于几种颜料的重复使用，加上壁面平整度等因素的差异，造成莫高窟洞窟壁画表面的实际粗糙度要远远大于模拟壁画壁面的粗糙度。

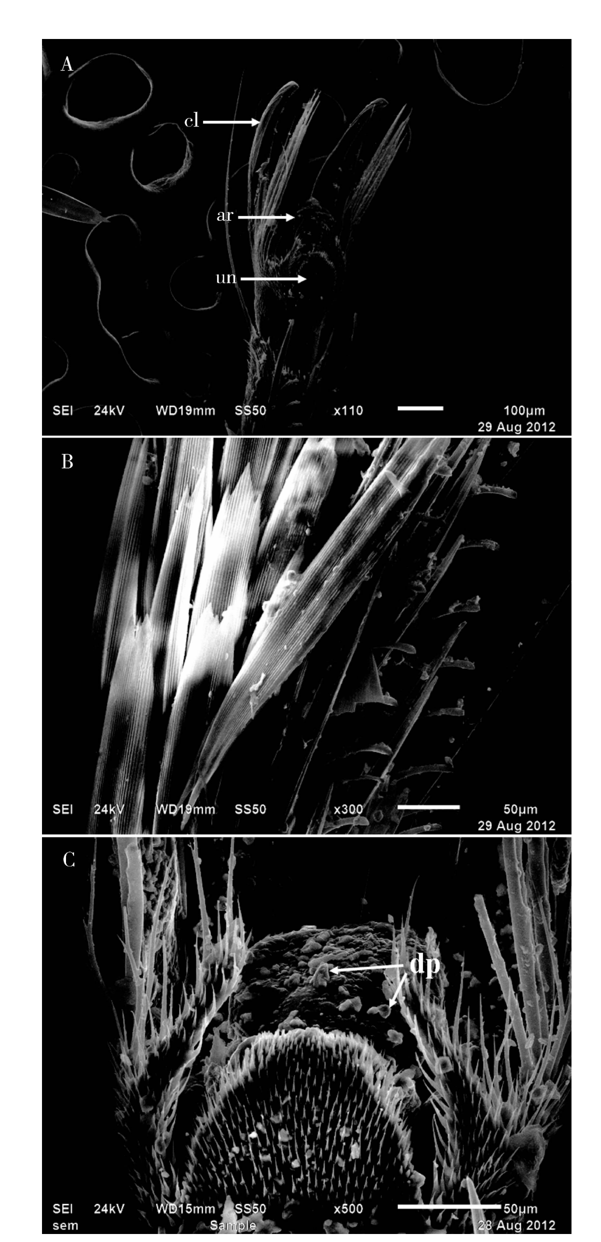



图 3 仿爱夜蛾雌成虫前跗节（A）、翅面鳞粉（B）和前跗节中垫表面粉尘颗粒（C）的扫描电镜图

Fig. 3 Scanning electron microscope graphs of the pretarsus (A), wing scales (B) and dust particles on the arolium (C) on tarsus surface of female adults of *Apopestes spectrum*

cl：侧爪 Claw；ar：中垫 Arolium；un：掣爪片 Unguitractor；dp：粉尘颗粒 Dust particles.

### 2.3 仿爱夜蛾成虫体重与鳞粉量的关系

随机取 20 头仿爱夜蛾成虫，称取其体重和鳞粉重量，分析二者间的相关性发现，成虫体重与鳞粉重量并不呈显著正相关（$r = 0.250$，$P = 0.288 > 0.05$）。成虫体重平均为 375.69 ± 10.27 mg，鳞粉重量为 38.43 ± 3.38 mg。20 头成虫鳞粉重量的平均值约为体重的1/10，而鳞粉最多的成虫体重为

**表 1　不同颜料模拟壁画表面粗糙度**

**Table 1　Surface roughness of simulated mural briquettes with different pigments**

| 颜料 Pigments | 粗糙度 Roughness（Ra/μm） |
|---|---|
| 群青 Ultramarine | 1.15 ±0.21 |
| 雄黄 Arsenic disulfite | 1.16 ±0.10 |
| 铁黄 Iron oxide yellow | 1.32 ±0.17 |
| 靛蓝 Indigo | 1.47 ±0.25 |
| 铅白 Lead subcarbonate | 1.48 ±0.12 |
| 铅丹 Red lead | 1.84 ±0.14 |
| 雌黄 Orpiment | 2.57 ±0.23 |
| 朱砂 Cinnabar | 2.64 ±0.13 |
| 石黄 Lead chromate | 2.71 ±0.21 |
| 氯铜 Atacamite | 3.13 ±0.24 |
| 墨 Ink | 3.60 ±0.18 |
| 滑石 Talc | 3.67 ±0.19 |
| 石膏 Gypsum | 4.35 ±0.18 |
| 铁红 Iron oxide red | 4.84 ±0.25 |
| 石青 Azurite | 5.10 ±0.25 |
| 石绿 Malachite | 6.66 ±0.35 |

386.3 mg，鳞粉重为 70.0 mg，约为体重的 1/6。体重为 426.1 mg 的成虫鳞粉重为 20.2 mg，鳞粉是体重的 1/21。说明不论成虫体重大小，均可对壁画特别是脆弱质的酥碱和起甲病害壁画造成严重影响。大个体成虫因体重较大可使壁画脱落，小个体多鳞粉成虫也会污染壁画，加之鳞粉脱落后极易在壁画表面粘附、堆积，与粉尘颗粒等造成的壁画覆盖和污染等病害一样，均对壁画视觉造成严重影响。扫描电镜观察仿爱夜蛾成虫鳞粉发现，鳞片呈覆瓦状整齐排列（图 3：B）。进一步统计分析表明，成虫翅面积约为 596.7 ±25.18 $mm^2$（前翅 337 ±15.45 $mm^2$，后翅 259.40 ±10.41 $mm^2$），单头成虫翅面鳞粉片数达（3.44 ±0.37）$\times 10^5$ 片［前翅（2.19 ±0.33）$\times 10^5$ 片，后翅（1.25 ±0.14）$\times 10^5$ 片］。可见，一旦成虫在壁画表面自由起落或者受外界惊吓时，其较高的振翅频率极易导致大量鳞粉脱落。这种脱落的鳞粉和其身上的微小尘埃颗粒（图 3：C），便在洞窟内像灰尘一样漂浮，且容易吸附在壁画表面形成覆盖污染，难以清除。

### 2.4　仿爱夜蛾成虫在模拟壁画表面运动参数及步态特征

仿爱夜蛾成虫在 90°模拟壁画表面的运动参数如表 2 所示。从表 2 可以看出，仿爱夜蛾成虫在模拟壁画表面爬行时，其步频为 2.51 ~6.17 Hz，步距为 15.13 ~20.27 mm，速度为 53.57 ~121.94 mm/s。步频与速度存在显著的相关性（ANVOA，$R^2$ = 0.961，$P$ = 0.000 <0.05，$F$ = 159.088，$df$ = 14），且速度随着步频的增加而增大（速度 = 19.217 × 步频 + 6.817），而步距与速度不存在显著相关性（ANVOA，$R^2$ = 0.186，$P$ = 0.508 >0.05，$F$ = 0.464，$df$ = 14）。

仿爱夜蛾成虫在 90°模拟壁画表面具有很强的爬行能力，运动过程中可以简单地通过胸足与接触表面的粘附来平衡身体的翻转力矩。在观测仿爱夜蛾成虫的运动步态时，由于拍摄角度的原因，无法获

**表 2　仿爱夜蛾成虫在 90°模拟壁画表面的运动参数比较**

**Table 2　Comparison of locomotive parameters of *Apopestes spectrum* adults climbing vertically on simulated mural surfaces**

| 颜料 Pigments | 步频（Hz） Stride frequency | 步距（mm） Stride length | 速度（mm/s） Velocity | 单足跨距（mm） Single leg step length | 前足负荷因数 Foreleg duty factor | 中足负荷因数 Middle leg duty factor | 前足跨距（mm） Foreleg step length | 中足跨距（mm） Middle leg step length |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 群青 Ultramarine | 5.18 | 18.36 | 109.08 | 21.48 | 0.83 | 0.83 | 20.72 | 22.24 |
| 铁黄 Iron oxide yellow | 6.17 | 17.06 | 114.74 | 18.55 | 0.81 | 0.86 | 16.65 | 20.45 |
| 靛蓝 Indigo | 4.58 | 18.16 | 97.82 | 17.90 | 0.79 | 0.78 | 15.99 | 19.81 |
| 铅白 Lead subcarbonate | 2.76 | 18.33 | 59.03 | 18.28 | 0.88 | 0.89 | 16.83 | 19.73 |
| 铅丹 Red lead | 5.25 | 15.13 | 94.39 | 18.55 | 0.82 | 0.85 | 13.65 | 23.45 |
| 雌黄 Orpiment | 5.92 | 17.50 | 123.97 | 19.69 | 0.78 | 0.80 | 19.57 | 19.81 |
| 朱砂 Cinnabar | 4.99 | 16.96 | 105.03 | 17.05 | 0.83 | 0.82 | 16.40 | 17.70 |
| 石黄 Lead chromate | 5.10 | 21.59 | 121.94 | 22.21 | 0.80 | 0.81 | 20.66 | 23.76 |
| 氯铜 Atacamite | 2.78 | 17.67 | 61.99 | 17.55 | 0.89 | 0.91 | 16.40 | 18.71 |
| 墨 Ink | 2.64 | 16.74 | 53.64 | 18.69 | 0.89 | 0.91 | 17.20 | 20.18 |
| 滑石 Talc | 2.61 | 19.01 | 65.26 | 20.17 | 0.88 | 0.92 | 17.80 | 22.54 |
| 石膏 Gypsum | 2.51 | 17.41 | 53.57 | 17.89 | 0.88 | 0.91 | 17.50 | 18.28 |
| 铁红 Iron oxide red | 4.62 | 19.90 | 97.24 | 17.27 | 0.85 | 0.82 | 19.58 | 14.96 |
| 石青 Azurite | 2.89 | 15.69 | 53.87 | 16.41 | 0.88 | 0.89 | 16.74 | 16.07 |
| 石绿 Malachite | 2.78 | 20.27 | 58.72 | 20.00 | 0.88 | 0.90 | 19.79 | 20.21 |

得后足的步态信息,因此本研究只针对其前足和中足的步态。在运动过程中,1 对前足和 1 对中足交替移动,每一时刻都保持 3 只足粘附,以保证运动的平稳和身体的平衡。图 4 为仿爱夜蛾成虫在 90°模拟壁画表面的运动步态序列图,以右前足 R1 接触模拟壁画表面瞬间为一个步态周期的起始点(状态①),之后迈出右前足 R1(状态②),R1 落地后迈出右中足 R2(状态③),R2 落地之后迈出左中足 L2(状态④),L2 落地之后迈出左前足 L1(状态⑤),L1 落地一段时间后迈出右前足 R1(状态⑥),这样就完成了一个步态周期。从图 4 还可以看到,在仿爱夜蛾成虫运动过程中,足的摆动时间远小于支撑时间,中足的摆动时间明显小于前足,约为前足的一半,而且同侧足抬起的时间间隔小于异侧足抬起的时间间隔。

观察结果表明,模拟壁画表面粗糙度大于 3 时,仿爱夜蛾成虫在模拟壁画表面运动过程中步频和速度明显较小。中足的负荷因数略大于前足的负荷因数,随着模拟壁画表面粗糙度的增大,负荷因数呈非线性增加。中足的跨距大于前足的跨距,且随着模拟壁画表面粗糙度的增大,中足和前足的跨距差逐渐减小。

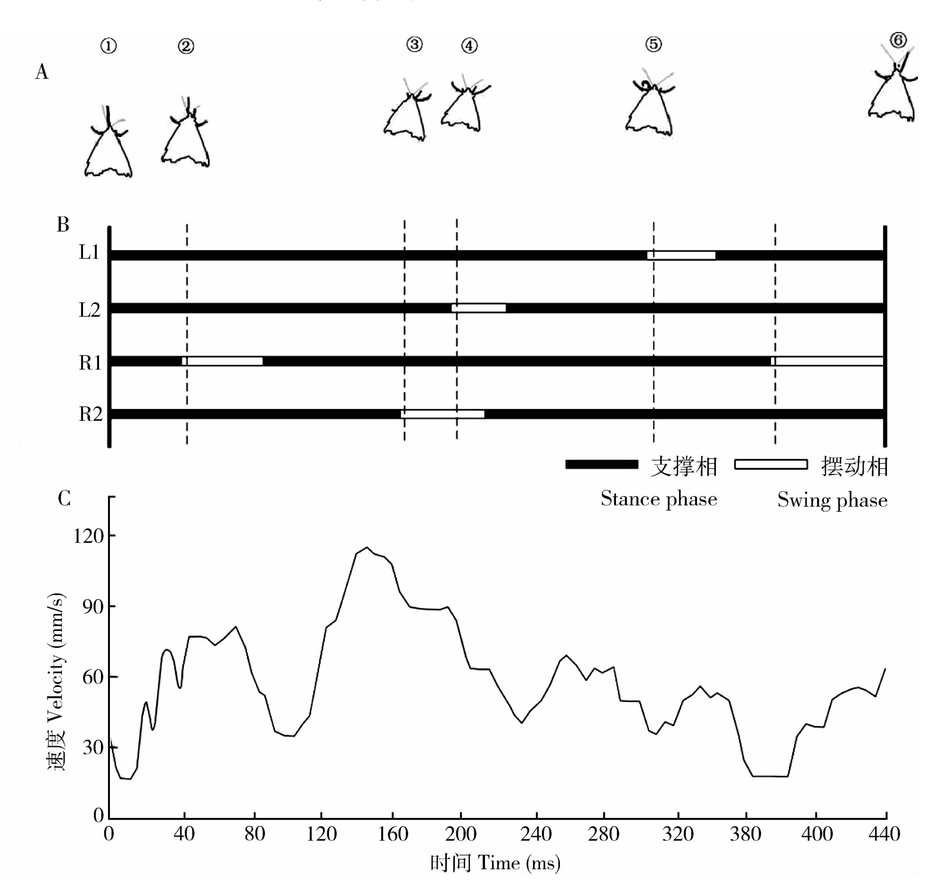



图 4 仿爱夜蛾成虫在 90°模拟壁画表面运动步态序列图

Fig. 4 Gait pattern, velocity vs time during one stride of *Apopestes spectrum* adult climbing vertically on mural surface

A: 一个周期内步态图 One cycle of gait pattern; B: 各足的占空关系图 Gait pattern and timing of stance and swing for each leg; C: 运动速度图 Velocity curve of center of mass in body plane. L1: 左前足 Left front leg; L2: 左中足 Left middle leg; R1: 右前足 Right front leg; R2: 右中足 Right middle leg; ①: 起始点 Start point; ②: 迈出右前足 R1 Stepping out the right front leg R1; ③迈出右中足 R2 Stepping out the right middle leg R2; ④迈出左中足 L2 Stepping out the left middle leg L2; ⑤迈出左前足 L1 Stepping out the left front leg L1; ⑥迈出右前足 R1 Stepping out the right front leg R1.

## 3 讨论

仿爱夜蛾成虫的足端前跗节由侧爪、中垫和掣爪片构成。在与洞窟壁画表面相似的模拟壁画表面,仿爱夜蛾成虫主要通过侧爪的抓附而附着在垂直的模拟壁面表面。由于光滑中垫上覆盖有大量粉尘,因此中垫的附着作用被削弱。仿爱夜蛾成虫侧爪尖端的直径与模拟壁面表面的粗糙度处于同一数量级。因此,仿爱夜蛾成虫在粗糙度大于 3 的模拟

壁画表面能够稳定附着，爬行时不需要通过扇动翅膀来增加推力，而在粗糙度小于 3 的模拟壁画表面爬行时，必须通过扇动翅膀来增加推力，导致爬行速度和步频增大，这与其胸足的切向摩擦力测试结果吻合。仿爱夜蛾成虫在竖直模拟壁画表面运动时，主要依靠其足端与模拟壁画表面产生的切向摩擦力来提供动力，在粗糙度小于 3 的表面，切向摩擦力较小，不足以维持其稳定爬行，需要通过扇动翅膀增大前进的动力，而在粗糙度大于 3 的表面，切向摩擦力增大，不需要扇动翅膀就能够在表面稳定爬行。另一方面，仿爱夜蛾成虫通过调整其步态来实现在不同粗糙度表面的稳定爬行，前足起导向作用，中足用来维持身体在左右方向上的稳定性。

仿爱夜蛾成虫在垂直的模拟壁画表面上的运动步态为三角步态，即以左前足、右中足和左后足为一组组成三角形，以右前足、左中足和右后足为另外一组组成三角形。两组足在运动中始终保持在摆动相和支撑相的状态交替，验证了 Ji 等(2014)提出的昆虫爬行运动以三角形为运动步态，可以保持昆虫在垂直壁面上运动时的稳定性的结论。一头平均体重为 $0.36 \pm 0.03$ g 的仿爱夜蛾成虫，产生的平均重力约为 0.0035 N，如果其 6 足都黏附在壁画表面，每个点的受力面积非常小，壁画所承受的瞬间力就会非常集中，这对如有颜料层起甲、酥碱粉化等脆弱病害壁画的破坏将在瞬间或短期内显现出来。

仿爱夜蛾成虫对壁画产生的影响是显而易见的，这种影响与壁画保存状况、壁画表面的粗糙度、颜料颗粒的大小等因素有关外，还与壁画病害昆虫仿爱夜蛾成虫虫体大小、运动形态、鳞粉量以及行为特征等有直接关系。壁画表面的粗糙度会影响仿爱夜蛾成虫在壁画表面爬行的速度与扇动翅膀的频率，翅膀扇动的快慢传递于爪所产生的力对壁画造成的影响也会有差异。仿爱夜蛾成虫在模拟壁画表面的附着力会影响爬行速度，而爬行的快慢对壁画产生的破坏程度也不相同。侧爪在壁画表面抓附时，日积月累，会在壁画表面留下微细的划痕，对壁画造成破坏。同时，仿爱夜蛾成虫扇动翅膀的频率会影响鳞粉脱落的速度，脱落的鳞粉又会附着在壁画表面或颜料颗粒间，对壁画产生一定的污染，引起颜料层色度的变化等。上述各种因素相互作用，共同对壁画造成影响，特别是对较脆弱的起甲、酥碱等病害壁画，这种影响会在短期内显现，而对于保存较好的壁画所产生的影响则需要长期的监测与观察。

## 参考文献（References）


Dickinson MH, Farley CT, Full RJ, Koehl MAR, Kram R, Lehman S, 2000. How animals move: an integrative view. *Science*, 288: 100－106.

Frantsevich L, Ji AH, Dai ZD, Wang JT, Frantsevich L, Gorb SN, 2008. Adhesive properties of the arolium of a lantern-fly, *Lycorma delicatula* (Auchenorrhyncha, Fulgoridae). *Journal of Insect Physiology*, 54(5): 818－827.

Han LB, Wang ZY, Ji AH, Dai ZD, 2011. Grip and detachment of locusts on inverted sandpaper substrates. *Bioinspiration & Biomimetics*, 6(4): 1748－1757.

Ji AH, Han LB, Dai ZD, 2011 Adhesive contact in animal: morphology, mechanism and bio-inspired application. *Journal of Bionic Engineering*, 8(4): 345－356.

Ji AH, Lei YF, Wang JT, Ni Y, Dong BZ, Dai ZD, 2014. Variation in spatial and temporal kinematics of level, vertical and inverted locomotion on a stinkbug *Erthesina fullo*. *Chinese Science Bulletin*, DOI: 10.1007/s11434-014-0310-x. Available at http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs11434-014-0310-x.

Wang WF, Lin CY, Wang T, Ma ZF, 2005. Damages by excretion of *Apopestes spectrum* (Esper) imagos on the Dunhuang murals and their control. *Acta Entomologica Sinica*, 48(1): 74－81. [汪万福，蔺创业，王涛，马赞锋，2005. 仿爱夜蛾成虫排泄物对敦煌石窟壁画的损害及其治理. 昆虫学报，48(1)：74－81]

Wang WF, Ma ZF, Lin CY, Xu SQ, Liu FD, 2002. Insects damage to murals in grottoes and the ways of prevention and treatment. *Dunhuang Research*, 74(4): 84－91. [汪万福，马赞峰，蔺创业，徐淑青，刘复玳，2002. 昆虫对石窟壁画的危害与防治研究. 敦煌研究，74(4)：84－91]

Wang WF, Wu FS, Zhang GB, Zhao LY, 2013. Preferences of *Apopestes spectrum* (Lepidoptera: Noctuidae) adults to murals in a simulated cave in Mogao grottoes, Dunhuang. *Acta Entomologica Sinica*, 56(10): 1181－1188. [汪万福，武发思，张国彬，赵林毅，2013. 仿爱夜蛾成虫对敦煌莫高窟模拟洞窟壁画的选择趋性. 昆虫学报，56(10)：1181－1188]

Wang ZY, Wang JT, Ji AH, Dai ZD, 2010. Gecko's movement behavior and dynamics research on ceiling surface. *Chinese Science Bulletin*, 55(9): 841－848. [王周义，王金童，吉爱红，戴振东，2010. 大壁虎在天花板表面的运动行为与动力学研究. 科学通报，55(9)：841－848]


（责任编辑：袁德成）